Revue suisse Zool.	Tome 97	Fasc. 2	p. 453-464	Genève, juin 1990

Nischentrennung und interspezifische Konkurrenz zwischen Totengräbern der Gattung *Necrophorus* (Coleoptera, Silphidae) im Zürichseegebiet

von

Christoph ROHNER *

Mit 3 Abbildungen

ABSTRACT

Resource partitioning and interspecific competition in burying beetles *Necrophorus* **(Coleoptera, Silphidae) in the Lake Zurich area.** — Resource partitioning of burying beetles was investigated using both baited pitfall traps and carcasses placed along 27 transects crossing the forest-field boundary. During 1984, 3277 beetles of three species, *Necrophorus vespillo, N. vespilloides* and *N. humator,* were trapped. Habitat use and timing of reproduction were similar and were not sufficient to explain coexistence between the species. About three quarters of all pitfall traps attracted at least one burying beetle, but individuals met an eventual competitor of another species less frequently. Only 40% of the carcasses were buried. The spatial and temporal variability of trapping results suggests a mechanism allowing coexistence of several species with extensive niche overlap: asymmetries in reproductive strategies and in some niche dimensions favour different species alternately, when environmental parameters are changing over time.

EINLEITUNG

Seit FABRE (1899) beschrieben hat, wie Totengräber die Leichen kleiner Wirbeltiere eingraben und zur Aufzucht ihrer Brut benutzen, haben die faszinierenden Anpassungen dieser Käfer an ihre Lebensweise stets neue Untersuchungen angeregt. PUKOWSKI (1933)

* Christoph Rohner, Ethologie und Wildforschung, Zoologisches Institut der Universität Zürich, Winterthurerstr. 190, CH-8057 Zürich (gegenwärtige Adresse: Institute of Animal Resource Ecology, University of British Columbia, 2204 Main Mall, Vancouver B.C., V6T 1W5, Canada).

stellte in ihren grundlegenden Beobachtungen und Experimenten fest, dass ein Aas von mehreren Totengräbern aufgesucht werden kann, aber nur von einem einzigen Paar zur Fortpflanzung benutzt wird. Mehrfach sind Kämpfe am Aas beobachtet worden, was auf eine direkte Form von intra- und interspezifischer Konkurrenz hinweist. Konkurrenz zwischen Tierarten ist seit langem ein zentrales ökologisches Thema, was sich in einer Flut von Untersuchungen, Theorien und Kontroversen in der Literatur spiegelt (z. B. PIANKA 1976). Ich habe mich im Rahmen einer Diplomarbeit mit der Frage befasst, ob Arten in Habitatinseln von interspezifischer Konkurrenz aus dem umgebenden Umfeld stärker betroffen sind als im zusammenhängenden Habitat (ROHNER 1985). Ich versuche hier, mit einigen Resultaten zum Verständnis der Koexistenz nahe verwandter Totengräberarten beizutragen und beschreibe zuerst Ergebnisse über die unterschiedliche Nutzung verschiedener Nischendimensionen (vgl. SCHOENER 1974). Anschliessend interpretiere ich diese Resultate im Hinblick auf die Bedeutung von interspezifischer Konkurrenz und vergleiche sie mit ähnlichen Arbeiten von WILSON, KNOLLENBERG und FUDGE in Michigan, die 1984 während der Durchführung meiner Feldarbeit erschienen sind.

UNTERSUCHUNGSGEBIET UND METHODEN

Das Untersuchungsgebiet liegt in der unteren Hälfte des rechten Zürichseeufers und bildet einen südwestexponierten Hang von rund 4 km Breite und 10 km Länge mit einem Höhenanstieg von ca. 400 bis über 800 m über Meer. Entlang dem Seeufer überwiegen Vorortquartiere, in den höher gelegenen Regionen Landwirtschaftsflächen und auf dem Hügelkamm Wälder.

Insgesamt wurden 27 Wälder als Fangorte ausgewählt. 5 Waldränder lagen an grösseren zusammenhängenden Feld- und Waldflächen, je 11 weitere an Waldwiesen bzw. Feldgehölzen. Jeder Fangort bestand aus einem Transekt von 4 Fallen: Falle 1 etwa 100 m im offenen Feld, Falle 2 etwa 5 m vor dem Waldrand, Falle 3 etwa 5 m tief an der Innenseite des Waldrandes und Falle 4 etwa 100 m weit im Waldinnern. Bei kleineren Waldwiesen und Feldgehölzen kam die innerste Falle zwangsläufig näher an den Waldrand zu liegen (bei 8 Habitatinseln mit kleinerem Durchmesser als 40 m wurde die innerste Falle weggelassen). Zusätzlich wurde an 3 weiteren Fangorten je eine einzelne Falle eingesetzt.

Um die Totengräber zu fangen, verwendete ich Fallen nach dem Prinzip der ,,Köderdose" (FREUDE, HARDE & LOHSE 1965) und bestückte sie mit grob gehackten Metzgereiresten, die ich auf 30 ± 2 g abgewogen hatte. An 5 Fangorten brachte ich etwa 5 m neben diesen Fallen je einen weiteren Blecheimer an, in dem die Totengräber den Köder vergraben konnten.

Alle Fallen wurden jeweils einmal pro Woche kontrolliert und die Käfer unmittelbar wieder freigelassen. Die Fallentypen, der Schutz vor grösseren Aasfressern, die Fallenanordnung im Gelände und die Fangzeiten sind in ROHNER (1985) detailliert beschrieben.

Um die Fangzahlen auf Randeffekte am Waldrand zu prüfen, wandte ich den Wilcoxon-Test für Paardifferenzen an. Irrtumswahrscheinlichkeiten für reduzierte Fangzahlen in isolierten Habitaten beziehen sich auf den einseitigen U-Test (Mann-Whittney). Der Zusammenhang zwischen Standortfaktoren und Fanghäufigkeiten wurde mit Rangkorrelationen und multiplen Regressionen berechnet (ROHNER 1985).

RESULTATE

Artenzusammensetzung

In 906 Fallenwochen fingen sich insgesamt 3277 Totengräber der Gattung *Necrophorus* in den Köderdosen. Davon gehörten 1369 zu *N. vespillo,* 1613 zu *N. vespilloides* und 295 zu *N. humator.* In diesen Zahlen sind Wiederfänge eingeschlossen (von 211 markierten Käfern wurden 14% wiedergefangen). Ausser diesen 3 häufigen Arten konnten keine anderen Totengräber festgestellt werden (P. Hättenschwiler fand einen *N. investigator* in Wädenswil, etwa 10 km vom Untersuchungsgebiet entfernt). Daneben gingen andere Silphiden in die Fallen: *Thanatophilus sinuatus* (häufig in Feldfallen), *Oeceoptoma thoracica* (74 in Waldfallen) und *Phosphuga atrata* (11 in Waldfallen). Auf praktisch allen gefangenen Totengräbern befanden sich Milben (*Poecilochurus sp.,* vgl. Neumann 1943).

Habitatwahl

Um die Verteilung der Totengräber vom Waldesinnern bis ins offene Feld zu erfassen, wurden rund 200 m lange Fallenreihen von je 4 Fallen angebracht. Die Anteile der einzelnen Fallen am Fangresultat der gesamten Fallenreihe sind in Abb. 1 und 2 dargestellt. Orte mit weniger als 10 Käfern und Habitatinsel-Situationen sind weggelassen.

N. vespillo ist ein Bewohner der offenen Feld- und Wiesenflächen (Abb. 1a). Die Fanghäufigkeiten zeigten keinen Zusammenhang mit der Vegetation und Bewirtschaftungsform des untersuchten Kulturlandes. Nahe beim Waldrand wurden weniger dieser Käfer gefangen ($p < 0.01$), und nur 10% der Fänge stammten von Waldfallen. Pukowski (1933) vermutete, dass *N. vespillo* bis etwa 1 km tief in den Wald eindringt. Ich untersuchte 11 Waldwiesen, die 0.2-3.4 ha gross und an den schmalsten Stellen durch 30-450 m Wald vom übrigen Kulturland getrennt waren. Mit einer Ausnahme kam *N. vespillo* in allen Waldwiesen vor, allerdings in geringerer Häufigkeit als in der zusammenhängenden Feldfläche. An anderen Orten der Schweiz beschränkten sich 103 Fänge von *N. vespillo* ausschliesslich auf die kolline Höhenstufe (Herger 1983); hier kamen alle drei Totengräberarten von 450-835 m ü.M. vor. Betrachtet man die Fangresultate ohne die isolierten Vorkommen in Waldwiesen bzw. Feldgehölzen, ist keine Veränderung der Fanghäufigkeit mit wechselnder Höhenlage ersichtlich.

N. humator wurde zu rund 90% im Wald gefangen (Abb. 1b). Diese Art scheint am Waldrand und in Feldgehölzen seltener vorzukommen als im Waldesinnern, allerdings sind diese Trends nicht signifikant. Die Auswertung der Fangzahlen ergab keinen Hinweis auf eine mögliche Bevorzugung besonderer Waldstrukturen oder Bodenbeschaffenheit innerhalb des Untersuchungsgebietes.

N. vespilloides zeigt die grösste Habitataffinität der drei untersuchten Totengräberarten. Dieser charakteristische Waldbewohner wurde mit zunehmender Nähe zum Waldrand deutlich weniger häufig gefangen ($p < 0.01$). Wo weit offenes Kulturland an grosse Waldstücke grenzte, fingen sich in sämtlichen 10 Fällen alle Käfer bis etwa 5 m ausserhalb des Waldes, nie aber in der etwa 100 m weit davon entfernten Feldfalle. Fänge in dieser Falle 1 in Abb. 2a sind von Waldwiesen, wo die Entfernung zum Waldrand weniger als 80 m

betrug. Die am weitesten vom Waldrand entfernten Fänge stammten von einer einzelnen Falle, die in 410 m Distanz in einer Pfeifengraswiese angebracht war. Obwohl einzelne Käfer in kleinen, bis zu 1 km isolierten Waldflächen vorkamen, ist die Fanghäufigkeit in Feldgehölzen drastisch reduziert ($p < 0.001$).

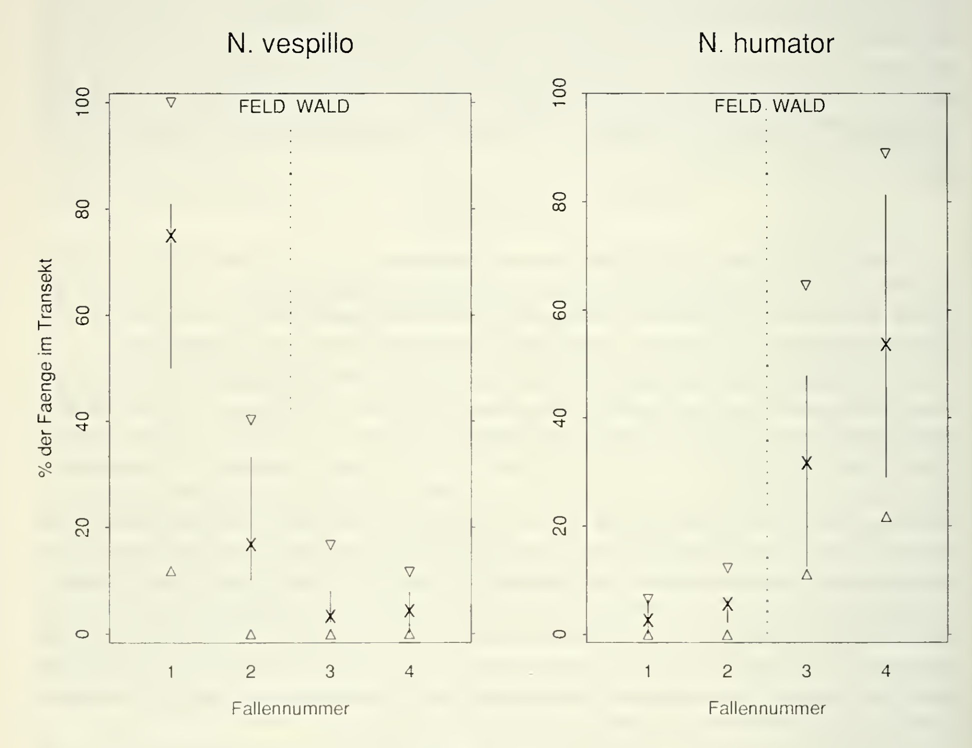


Abb. 1 a/b.

Habitatwahl von *N. vespillo* (18 Transekte, 1321 Käfer) und *N. humator* (7 Transekte, 246 Käfer). Die Fanghäufigkeiten stellen die relative Verteilung der Fangzahlen an den 4 Fallen der 200 m langen Transekte dar. Angegeben sind der Median (X), die Quartile (Bereich bis zu den extremen unteren bzw. oberen 25% aller Datenpunkte, senkrechte Linie) sowie die Variationsbreite (nach Tukey 1977, Dreiecke).

Im Gegensatz zum Sommer traten ab Ende September immer mehr *N. vespilloides* in Waldwiesen auf (Abb. 2b). In solchen Feldfallen fand ich bis zu 47 Käfer in einer Woche, während gegen Ende Oktober überhaupt keine *N. vespilloides* mehr im Wald gefangen werden konnten. Katakura & Fukuda (1975) berichten von einem ähnlichen Habitatwechsel bei *N. maculifrons* im Spätsommer und Herbst. In Nordamerika ist *N. vespilloides* vorwiegend in offenen Feuchtgebieten anzutreffen (Anderson & Peck 1985).

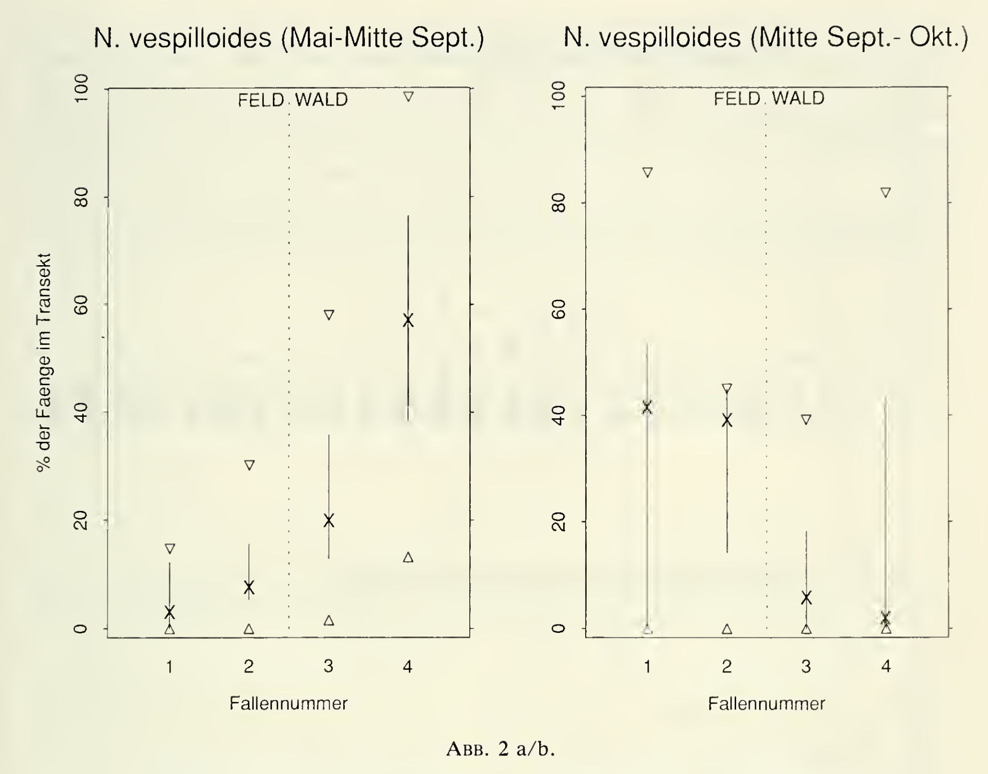


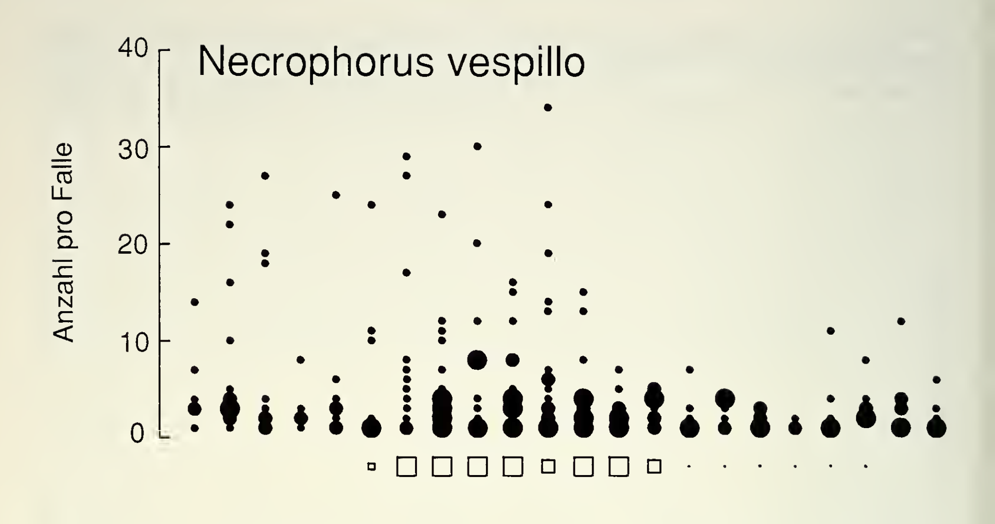
ABB. 2 a/b.

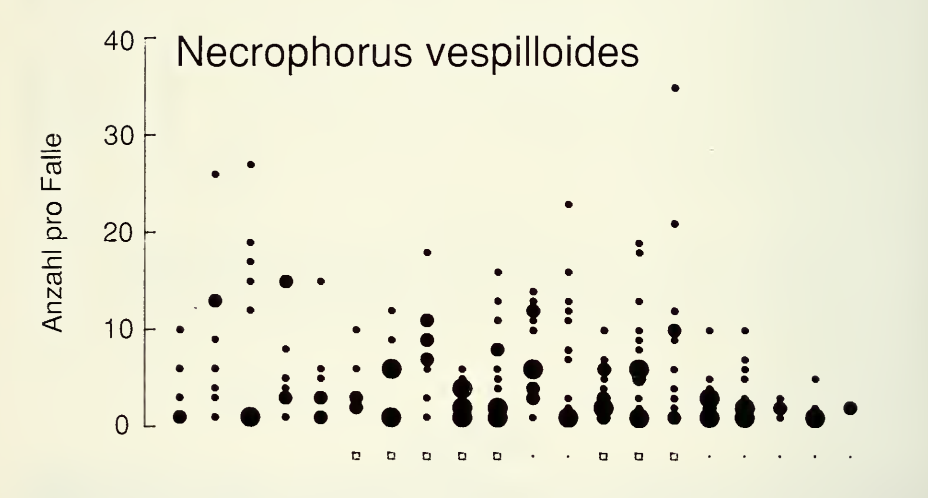
Saisonaler Wechsel in der Habitatwahl von *N. vespilloides* an Waldrändern (15 bzw. 7 Transekte, 1215 bzw. 280 Käfer. Erklärungen wie in Abb. 1.)

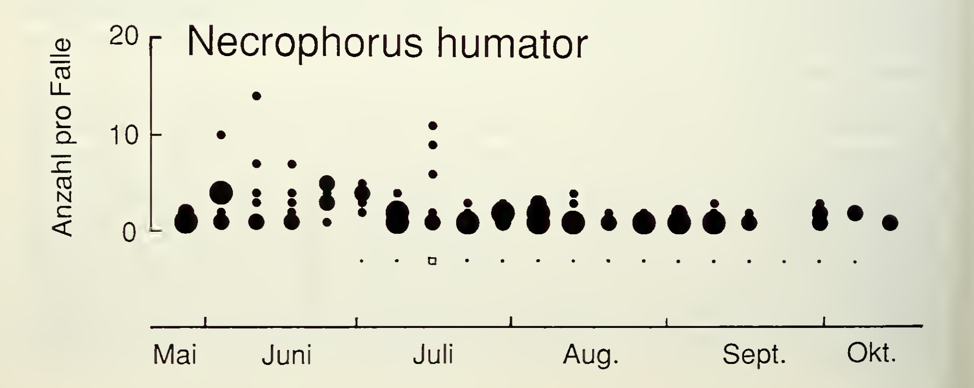
PHÄNOLOGIE

Die Fanghäufigkeiten der drei Totengräberarten sind in Abb. 3 mit ausgefüllten Kreisen dargestellt. Während *N. vespilloides* einen deutlich zweigipfligen Verlauf erkennen lässt, wirkt die Verteilung von *N. vespillo* eingipflig. Die spärlicheren Fangzahlen von *N. humator* lassen lediglich den Schluss zu, dass die Häufigkeit im Laufe des Sommers und Herbstes abnimmt.

NOVAK (1961) hat Totengräber im offenen Kulturland gefangen und seine Resultate als Ausdruck zyklischer Häufigkeitsschwankungen interpretiert, die in erster Linie durch das gleichzeitige Ausschwärmen und Eingraben einer Population entsteht, während der Verlauf zusätzlich durch Wettereinflüsse modifiziert wird. Mehrere Autoren haben saisonale Fangunterschiede gefunden (NOVAK 1961 und 1963, PETRUSKA 1968, KATAKURA & FUKUDA 1975, ANDERSON 1982), jedoch sind das Ansteigen ihrer Fangzahlen im Frühling und die Lage von Gipfeln uneinheitlich. NOVAK (1961) und PETRUSKA (1968) nehmen für *N. vespillo* und *N. humator* zwei Generationen im Jahr an, während *N. vespilloides* in Nordamerika nur eine Generation im Frühling zu zeugen scheint, die im August und September ausfliegt (ANDERSON & PECK 1985). Wie sich Temperatur und Nieder-


Necrophorus vespillo
Anzahl pro Falle
40
30
20
10
0


Necrophorus vespilloides
Anzahl pro Falle
40
30
20
10
0


Necrophorus humator
Anzahl pro Falle
20
10
0
Mai
Juni
Juli
Aug.
Sept.
Okt.

schläge auf die Fanghäufigkeiten im Untersuchungsgebiet auswirkten, ist in ROHNER (1985) dargestellt. Die Resultate erklären nicht, welches Verhalten der Käfer zu den beobachteten Häufigkeitsschwankungen führt, zeigen aber eine deutliche breite Überlappung in der Flugzeit aller Arten. Während die frühesten Totengräberfänge von HERGER (1983) auf eine artspezifische Staffelung hinweisen könnten, waren hier alle drei Arten von einzelnen wärmeren Tagen anfangs Mai an aktiv.

Die Fortpflanzungszeiten sind in Abb. 3 mit leeren Quadraten angegeben. *N. vespillo* und *N. vespilloides* gruben die angebotenen Fleischstücke etwa im gleichen Zeitraum ein. Nach Ende August wurden keine Köder mehr zur Fortpflanzung angenommen.

EINGRABEN VON KÖDERN

Achtet man darauf, welche Totengräberarten in welchem Habitat Köder eingegraben hatten, fallen vor allem drei Resultate auf (Tab. 1). Erstens haben die Arten sehr verschieden reagiert. 87% der vergrabenen Köder waren in Krypten von *N. vespillo* zu finden,

TABELLE 1.

Die an 5 Orten ausgelegten Köder, welche von Totengräbern zur Fortpflanzung angenommen wurden. Die Anzahl eingegrabener Köder ist für die Fallen jedes Transektes gesondert angegeben (Fallennummern wie in Abb. 1 und 2).

Fangort	Ausgelegte Köder	Eingegrabene Köder											
		vespillo				*vespilloides*				*humator*			
		1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
1. Feldgehölz	40	4	8	3	6								
2. Waldrand	40	5	4						3				1
3. Waldwiese	40	7	5					1	5				
4. Waldwiese	30												
5. Wald	10												
Total	160	16	17	3	6			1	8				1

ABB. 3 a/c (von oben nach unten).

Jahreszeitliche Häufigkeit und Fortpflanzungsaktivität der drei untersuchten Totengräberarten. Die Lage jedes Kreises bedeutet die Anzahl Käfer, die während einer Woche in einer Falle gefangen wurden. Wo mehrere gleiche Fangresultate zur selben Zeit auftraten, wurden verschieden grosse Kreise verwendet, um die Häufigkeit dieser Ereignisse zu bezeichnen (mit zunehmender Grösse: $n = 1$, $n = 2$, $n > 3$). Die Quadrate bedeuten die Anzahl ausgelegter Köder, die von Totengräbern zur Brut eingegraben wurden (mit zunehmender Grösse: $n = 1$-2, $n = 3$-4, $n = 5$-7). Ein Punkt steht für eine ausgelegte Serie, in der kein Köder eingegraben wurde.

während diese Art nur 42% der gesamten Fänge im Untersuchungsgebiet ausmacht. Zweitens konzentriert sich das Brutgeschäft deutlich auf das arteigene Habitat. Wie ausschliesslich das gilt, ist wegen einer Ausnahme nicht ganz klar: in einem Feldgehölz wurden viele Köder von der Feldart *N. vespillo* eingegraben. Drittens wurde nur etwa die Hälfte der verfügbaren Köder angenommen. Von 160 Kontrollen scheiden 20% aus, weil die Fallen beschädigt wurden oder der Köder auf andere Weise verschwand. Vom Rest wurden 41% von Totengräbern angenommen, während 36% unberührt und weitere 23% von Mistkäfern (*Geotrupes* sp.) eingegraben wurden (*Geotrupes* tritt kaum als Konkurrent von Totengräbern auf, Pukowski 1933).

DISKUSSION

Nischentrennung

Es ist bekannt, dass gewisse Totengräber Feld- oder Waldflächen bevorzugen, wobei das Überlappen der Arten in der Nähe beider Habitate jeweils betont wurde (Pukowski 1933, Röber & Schmidt 1949, Novak 1961, Anderson 1982). Gemessen an den von Petruska (1964) und Rohner (1985) ermittelten Diffusionsleistungen von Totengräbern scheinen die meisten Fallen im Untersuchungsgebiet von Käfern aller Arten physisch erreichbar zu sein. Das bedeutet, dass in diesem kleinräumigen Landschaftsmosaik eine starke Durchmischung von Feld- und Waldarten zu erwarten wäre, wenn eine deutliche, aber nicht ausschliessliche Habitatbindung vorhanden ist. Dies trifft nur in beschränktem Masse zu: Zwar kamen oft alle drei Arten am gleichen Ort vor, aber in sehr unterschiedlicher Häufigkeit. Nur ein Zehntel der Käfer wurde ausserhalb des für sie charakteristischen Habitates gefangen. Damit ist *N. vespillo* als Feldart weitgehend von den Waldarten *N. vespilloides* und *N. humator* getrennt. Innerhalb von Wald- und Feldflächen konnte keine Bevorzugung von bestimmten Habitatstrukturen erkannt werden. Die Koexistenz von *N. vespilloides* und *N. humator* im Untersuchungsgebiet liess sich nicht durch unterschiedliche Habitatnutzung erklären.

Neben räumlicher Trennung kann zeitliche Isolation eine wirksame Nischentrennung bewirken (Schoener 1974). Die deutlichsten phänologischen Unterschiede bei Totengräbern sind zwischen Imago- und Larvenüberwinterern bekannt. Letztere treten erst im Frühsommer auf und pflanzen sich später fort als die anderen Arten (Pukowski 1933, Novak 1961, Anderson 1982, Wilson *et al.* 1984). Alle im Untersuchungsgebiet gefundenen Arten überwintern als Imagines und sind etwa gleichzeitig vom Frühling bis in den Herbst aktiv. Novak (1964) postulierte, dass schwächere Arten vor allen anderen zur Brut schreiten sollten, was etwa für *N. sayi* in Nordamerika zutreffen könnte (Wilson *et al.* 1984). Die hier untersuchte kleine Art *N. vespilloides* verhält sich nicht in dieser Weise, sondern pflanzt sich erst später im Jahr fort. Novak (1964) und Wilson *et al.* (1984) vermuten, dass andere schwächere Arten durch direkte Konkurrenz vom Brutgeschäft abgehalten werden und erst nach den erfolgreicheren Arten Möglichkeiten zur Fortpflanzung finden. Das jahreszeitliche Auftreten von *N. vespillo* und *N. vespilloides* zeigt eine Verschiebung, die sich ähnlich interpretieren liesse. Allerdings sind diese Arten in ihrer Habitatnutzung so stark getrennt, dass diese Ursache als kurzfristig wirksamer Mechanismus ausscheidet. Auch die Fangdaten von *N. humator,* der als grosse Waldart die Fortpflanzung von *N. vespilloides* verzögern könnte, unterstützen diese Hypothese nicht.

AUSMASS ZWISCHENARTLICHER KONKURRENZ

Die offensichtlichen Kämpfe bei Totengräbern, die zwischen Individuen am selben Aas ausgetragen werden, sind stets als Nachweis begrenzter Ressourcen und heftiger Konkurrenz interpretiert worden (z.B. PUKOWSKI 1933, NOVAK 1964). Gilt dies auch für gesamte Populationen? Die folgenden Beobachtungen sollen zur Klärung dieser Frage beitragen.

(a) Während der Fortpflanzungszeit von Mai bis August wurden 72% aller Köderfallen innerhalb von einer Woche von mindestens einem Individuum einer Totengräberart aufgesucht (n = 534). Dieser Erfolg im Auffinden von Aas liegt ähnlich hoch wie bei WILSON *et al.* (1984), die 65-94% an ausgelegten toten Mäusen ermittelt hatten und dieses Resultat als Ausdruck hoher intra- und interspezifischer Konkurrenz deuteten.

(b) Betrachtet man allerdings nur jene ihrer Mäuse, an denen mehr als eine Art gleichzeitig anwesend war, sind dies nur noch 18%. In meinen Fallen traf die schwächste Art *N. vespilloides* nur in 54% von 206 Fällen auf einen zwischenartlichen Konkurrenten. Nur etwa 40% der angebotenen Köder wurden eingegraben. Diese Resultate widersprechen der Interpretation von hoher interspezifischer Konkurrenz an einer limitierenden Ressource.

(c) Die Verfügbarkeit von Aas hängt mit der Populationsdynamik von Kleinsäugern zusammen. Im Untersuchungsgebiet traten grosse lokale Unterschiede in der Zahl angelockter Totengräber auf. WILSON & FUDGE (1984) berichten ebenfalls von grossen Schwankungen im Eingraben von Mäusen zwischen verschiedenen Jahren und Fanggebieten. Zusätzlich können taxonomisch weit entfernte Arten wie carni- und omnivore Säugetiere die selben Ressourcen nutzen. Damit könnte die Dichte der untersuchten Totengräber herabgesetzt werden, was die Konkurrenz innerhalb dieser nahe verwandten Arten verringert. Im Untersuchungsgebiet war ein solcher Konkurrenzdruck stark ausgeprägt: In einem Pilotversuch wurden 83% von 29 unverstärkten Fallen beschädigt und die Köder gefressen. WILSON *et al.* (1984) führen das Verschwinden von 6-35% ihrer Köder auf die Wirkung von Säugern zurück.

Die wichtigste Voraussetzung für Konkurrenz ist die gemeinsame Nutzung einer begrenzt vorhandenen Ressource (z.B. PIANKA 1976). In den Lotka-Volterra-Modellen und nachfolgenden Arbeiten wurde angenommen, dass sich Populationen einem Gleichgewichtszustand annähern, wo sie durch die Verfügbarkeit einer Ressource reguliert werden. Diese Annahme ist seit Beginn der siebziger Jahre vermehrt in Frage gestellt worden und hat zur Sicht geführt, dass viele natürliche Systeme stark variieren, gestört werden oder als vorübergehende Stadien auftreten (z.B. WIENS 1982, Übersichten in GRANT 1986, DE ANGELIS & WATERHOUSE 1987). Auch unser Fall, der in der ökologischen Literatur als Beispiel ausgeprägter interspezifischer Konkurrenz galt, scheint einer differenzierteren Sicht weichen zu müssen.

HYPOTHESEN FÜR KOEXISTENZ

Die Wahrscheinlichkeit, dass ein Totengräber an einem Aas auftritt, hängt von der räumlichen und zeitlichen Verteilung von Aas und den Totengräberpopulationen ab, wobei auch deren Suchfähigkeit entscheidend ist. Über die natürliche Verteilung von Aas ist wenig bekannt, doch ist zu vermuten, dass das Angebot an kleinen Wirbeltierleichen — vor allem kleinen Nagern — sehr stark schwankt (zur Dynamik der Nutzung von Aas

s. BEAVER 1977, ATKINSON & SHORROCK 1981). Durch räumliche und zeitliche Unterschiede kann es zu einem Überangebot kommen, das die Totengräber nicht vollständig zu nutzen imstande sind. Dies kann Koexistenz selbst bei wenig ausgeprägter Nischentrennung ermöglichen. Tatsächlich scheinen sich Totengräber in ihrer Nischennutzung so ähnlich zu sein, dass schwächere Arten unter Annahme eines Gleichgewichtszustandes langfristig verdrängt werden müssten. Weshalb dies nicht geschieht, kann auch auf folgende Weise erklärt werden: wenn Arten in ihren Fortpflanzungsstrategien verschieden auf Umweltfaktoren reagieren, und wenn die Umwelt zufallsmässig fluktuiert, dann entstehen abwechselnd günstigere und ungünstigere Zeiträume für alle Arten, die dadurch koexistieren können (Diskussion z.B. in CHESSON & CASE 1986). Geringfügige Asymmetrien, die mit fluktuierenden biotischen oder abiotischen Faktoren gekoppelt sind, könnten in folgenden Aspekten bestehen:

(a) Von den drei Arten im Untersuchungsgebiet war die kleinste am häufigsten anzutreffen, die grösste am seltensten. Mit einer unterschiedlichen Investition in verschiedene Life History Parameter könnten die Arten verschiedene Suchstrategien verwirklichen und nicht in gleicher Weise auf eine wechselnde räumliche Verteilung von Aas reagieren.

(b) Auch wenn die Arten in der Wahl von Aas nur wenig voneinander abweichen (SHUBECK 1976, WILSON & KNOLLENBERG 1984), sind gewisse Unterschiede wahrscheinlich (ROHNER 1985). So ist zu vermuten, dass die verschiedene Körpergrösse der Arten einen Einfluss darauf hat, innerhalb welches Grössenbereichs ein Kadaver für die Fortpflanzung lohnend erscheint. Ein veränderliches Angebot verschieden grosser Tierleichen stellt einen wechselnden Vorteil für verschiedene Arten dar.

(c) Unterschiedliche Phänologie kann eine Art einer verschiedenen Umwelt aussetzen, wenn sich die Häufigkeit von Konkurrenten oder das Nahrungsangebot saisonal verändert. WILSON *et al.* (1984) führen die Koexistenz von *N. defodiens* und *N. orbicollis* auf verschiedene Temperaturabhängigkeit zurück. Die schwächere Art findet in Tagen tieferer Temperaturen ein Refugium, weil die überlegene Art dann weniger aktiv ist.

Wie weit Totengräber solche Strategien verwirklichen, ist nicht bekannt. Diese Tiere haben eine sehr spezialisierte Lebensform mit komplexen Anpassungen in Verhalten und Physiologie erreicht und sind in mehreren ähnlichen Arten weit verbreitet. Das Zusammenkommen von herausfordernden Fragen im Bereich der Verhaltensökologie, Life History Theory und Konkurrenz lässt weiterführende Untersuchungen an Totengräbern als besonders geeignet erscheinen.

DANK

R. Bolli, Dr. B. Nievergelt, Dr. P. Herger, Th. Walter sowie weitere Kollegen haben mit ihren anregenden Ideen und wertvoller Kritik am Manuskript zur Entstehung dieser Arbeit beigetragen. Die Fertigstellung des Manuskriptes wurde durch einen Beitrag der Holderbank-Stiftung zur Förderung der wissenschaftlichen Fortbildung ermöglicht. X. Lambin besorgte die Übersetzung des Résumés. Ihnen allen danke ich herzlich für ihre Unterstützung.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Nischentrennung von Totengräberarten wurde mit Köderfallen und zum Eingraben angebotenen Ködern untersucht. 1984 wurden mit 27 Fallentransekten insgesamt 3277 Totengräber der Arten *N. vespilloides, N. vespillo* und *N. humator* gefangen. Habitatnutzung und Fortpflanzungszeiten waren ähnlich und reichten nicht aus, um die Koexistenz der Arten zu erklären. Während rund drei Viertel aller gestellten Fallen Totengräber anlockten, trafen die Käfer aber seltener auf einen möglichen Konkurrenten einer anderen Art. Nur 40% der angebotenen Köder wurden eingegraben. Als möglicher Mechanismus für Koexistenz werden Asymmetrien in den Fortpflanzungsstrategien vorgeschlagen, die in der räumlich und zeitlich fluktuierenden Verfügbarkeit von Aas den verschiedenen Arten wechselnde Vorteile verschaffen.

RÉSUMÉ

Le partage des ressources chez les nécrophores a été étudié à l'aide de pièges à fosse et de carcasses placées le long de 27 transects traversant l'écotone forêt-champs. Au cours de l'année 1984, 3277 coléoptères apppartenant à 3 espèces (*N. vespilloides, N. vespillo* et *N. humator*) ont été capturés. La sélection de l'habitat et les périodes de reproduction étaient similaires et n'expliquaient pas la coexistence des espèces. Près de trois quarts des pièges à fosse ont attiré au moins un nécrophore, mais des captures impliquant d'éventuels compétiteurs d'une autre espèce étaient plus rares. Seulement 40% des carcasses ont été enterrées. Ceci suggère l'existence d'un mécanisme permettant la coexistence de plusieurs espèces dont les niches se recouvrent largement: l'asymmétrie des stratégies de reproduction et de certains paramètres de leurs niches favorisent différentes espèces alternativement, lorsque les paramètres environnementaux varient au cours du temps.

LITERATUR

ANDERSON, R. S. 1982. Resource partitioning in the carrion beetle (Coleoptera: Silphidae) fauna of southern Ontario: Ecological and evolutionary considerations. *Can. J. Zool.* 60: 1314-1325.

ANDERSON, R. S. & S. B. PECK. 1985. The carrion beetles of Canada and Alaska (Coleoptera and Agyrtidae). The Insects and Arachnids of Canada, part 13. *Agriculture Canada, Ottawa,* 121 p.

ATKINSON, W. D. & B. SHORROCKS. 1981. Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *J. Anim. Ecol.* 50: 461-471.

BEAVER, R. A. 1977. Non-equilibrium "island" communities: Diptera breeding in dead snails. *J. of Anim. Ecol.* 46: 783-798.

CHESSON, P. L. & T. J. CASE. 1986. Overview: nonequilibrium community theories: chance, variability, history and coexistence. — In: Community Ecology. *Diamond, J. & T. J. Case (eds.), Harper & Row, New York:* 229-240.

DE ANGELIS, D. L. & J. C. WATERHOUSE. 1987. Equilibrium and nonequilibrium concepts in ecological models. *Ecol. Monogr.* 57: 1-21.

FABRE, I. H. 1899. Souvenirs Entomologiques, Band 6. — *Paris.*

FREUDE, H., K. W. HARDE & G. A. LOHSE. 1965. Die Käfer Mitteleuropas, Band 1. *Goecke & Evers, Krefeld.* 365 S.

GRANT, P. R. 1986. Interspecific competition in fluctuating environments. — In: Community Ecology. *Diamond, J. & T. J. Case (eds.), Harper & Row, New York:* 173-191.

HERGER, P. 1983. Zur Verbreitung einiger Silphiden-Arten in der Schweiz (Col., Silphidae). *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 56: 22.

KATAKURA, H. & H. FUKUDA. 1975. Faunal makeup of ground and carrion beetles in Komiotoineppu, Hokkaido University Nagagawa Experimental Forest, northern Japan, with some notes on related problems. *Res. Bull. Coll. Exp. For. Hokkaido Univ.* 32: 75-92.

NEUMANN, K. W. 1943. Die Lebensgeschichte der Käfermilbe *Poecilochirus necrophori* VITZ. nebst Beschreibung aller Entwicklungsstufen. *Zool. Anz.* 142: 1-21.

NOVAK, B. 1961. Sezonni vyskyt hrobariku v polnich entomocenozach (Col. Silphidae) Saisonmässiges Vorkommen von Totengräbern in Feldbiozönosen (Col. Silphidae). *Acta Univ. Palackianae Olomucensis* 6: 45-114.

— 1964. Isolation als Ausschaltungsfaktor in den Phänomenen der Konkurrenz bei den Totengräbern (Col. Silphidae). *Acta Univ. Palackianae Olomucensis* 16: 147-158.

— 1965. Abundanzänderungen unserer feldbewohnenden Totengräber als Folge der Dezimierung durch Fallenfang (Col. Silphidae). *Acta Univ. Palackianae Olomucensis* 19: 99-119.

PETRUSKA, F. 1964. Prispevek k poznani pohyblivosti nekolita druhu brouku naletavajicich na mrsiny (Col. Silphidae et Histeridae). Beitrag zur Bewegungsaktivität einiger Aaskäfer-Arten (Col. Silphidae et Histeridae). *Acta Univ. Palackianae Olomucensis* 16: 159-189.

— 1968. Hrobarici jako soucast entomofauny poli unicovske roviny (Col. Silphidae). The carrion-beetles as a component part of the insects fauna of the fields in the Unicov Plain. *Acta Univ. Palackianae Olomucensis* 16: 159-189.

PIANKA, E. R. 1976. Competition and niche theory. — In: Theoretical Ecology. *May, R. M. (ed.), Blackwell Scientific Publications, Oxford:* 114-141.

PUKOWSKI, E. 1933. Ökologie Untersuchungen an *Necrophorus* F. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 27: 518-586.

RÖBER, H. & G. SCHMIDT. 1949. Untersuchungen über die räumliche und biotopmässige Verteilung einheimischer Käfer (Carabidae, Silphidae, Necrophoridae, Geotrupidae). *Natur und Heimat:* 9 (3): 1-19.

ROHNER, Ch. 1985. Bedeutung zwischenartlicher Konkurrenz an der Habitatinsel-Grenze bei Totengräbern der Gattung *Necrophorus* (Coleoptera, Silphidae). *Diplomarbeit am Zool. Inst., Universität Zürich.* 72 S.

SCHOENER, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.

SHUBECK, P. P. 1976. Carrion beetle responses to poikilotherm and homoiotherm carrion (Coleoptera: Silphidae). *Entomol. News* 87 (9-10): 265-269.

TUKEY, J. W. Exploratory data analysis. *Addison-Wesley, Massachusetts,* 506 p.

WIENS, J. A. 1982. On competition and variable environments. *Am. Sci.* 65: 590-597.

WILSON, D. S. & J. FUDGE. 1984. Burying beetles: intraspecific interactions and reproductive success in the field. *Ecol. Entom.* 9: 195-203.

WILSON, D. S. & W. G. KNOLLENBERG. 1984. Food discrimination and ovarian development in burying beetles (Coleoptera: Silphidae: Nicrophorus). *Ann. ent. Soc. Am.* 77: 165-170.

WILSON, D. S., W. G. KNOLLENBERG & J. FUDGE. 1984. Species packing and temperature dependent competition among burying beetles (Silphidae, Nicrophorus). *Ecol. Entom.* 9: 205-216.